N° 33. **Adriano A. Buzzati-Traverso.** — Genetische Probleme der marinen Biologie. (Mit 3 Textabbildungen.)

(Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, Calif. und Istituto di Genetica dell'Università di Pavia.)

Wenn wir die Daten, die wir über die Genetik der Landtiere und Landpflanzen besitzen, mit denen vergleichen, die über die Genetik der marinen Organismen zur Verfügung stehen, so fällt auf, dass unsere Kenntnis über die Genetik der Landtiere unvergleichlich grösser ist.

In der vorliegenden Publikation sollen nun die folgenden Probleme der Genetik mariner Tiere zur Sprache kommen:

1. Formal-genetische Untersuchungen an marinen Tieren,
2. Geschlechtsbestimmung und Chromosomenstruktur,
3. Artbildung und Evolution,
4. Analyse marin-ökologischer Systeme mit Hilfe genetisch-bakteriologischer Methoden.

Dabei ist es nicht möglich, alle Ergebnisse von Untersuchungen nur unter einer der vier Rubriken zu besprechen, da einige Probleme zu mehr als einer dieser Rubriken Bezug haben werden.

1. *Formal-genetische Untersuchungen an marinen Tieren*

Die formale oder mendelsche Analyse ist dadurch sehr erschwert, dass sich die marinen Tiere nur mit grosser Mühe kultivieren lassen. Die wünschenswerten Eigenschaften eines guten genetischen Objektes, nämlich kurzer Lebenszyklus, Widerstandsfähigkeit und einfache und leicht kontrollierbare Kulturbedingungen, sind leider bei den marinen Tieren selten zu finden, da viele, insbesondere die Invertebraten, oft ein pelagisches Larvenstadium haben. Besonders für dieses pelagische Larvenstadium sind die Kulturbedingungen nicht leicht zu reproduzieren. Aus diesem Grunde hat sich das Interesse in diesem Gebiete entweder auf kleine Organismen mit

einfachem Lebenszyklus oder auf solche Organismen konzentriert, deren ökonomische Bedeutung einen grösseren Einsatz von Personal und Mitteln ermöglichte.

Die formal-genetischen Untersuchungen von Bocquet (1951) an Crustaceen stellen einige sehr interessante Beispiele dar. Er konnte in den natürlichen Populationen des Copepoden *Tisbe*, der Gruppe Harpacticidae, siebenFormen auf Grund ihrer Pigmentmuster unterscheiden und diese sieben Formen einer entsprechenden Anzahl Genen zuordnen. Diese Gene folgen den mendelschen Gesetzen und gehören höchstwahrscheinlich einem System multipler oder eng gekoppelter Gene an. Später konnten Battaglia und Pulze (1957) nachweisen, dass die natürlichen Populationen dieser Art in den Lagunen von Venedig vier Formen enthalten, die mit vier Formen Bocquet's identisch sind, und dass es sich hier, wie wir später sehen werden, um einen balancierten Polymorphismus handelt, der auf der höheren Vitalität der Heterozygoten beruht. Für den Isopoden *Sphaeroma serratum* konnten Bocquet und L. Teissier (1951) nachweisen, dass die fünf markantesten Farbformen ebenfalls auf einem System von Allelen beruhen. Über einen weiteren Fall von mendelscher Vererbung bei dem Serpuliden *Pomatoceros triqueter* berichteten Føyn und Gjøen in 1954.

In unserem Laboratorium in Kalifornien konnten wir am Copepoden *Tigriopus californicus* (Abb. 1), einem Harpacticoiden, Fälle quantitativer Vererbung beobachten, die von einem polygenischen System abhängen. Auf der Suche nach einem Tier, das sich für ausgedehnte Untersuchungen über die Probleme der Populationsgenetik und Rassenbildung sowohl in der Natur als auch im Laboratorium eignen würde, fanden wir in diesem Copepoden ein geeignetes Objekt. *Tigriopus* ist sehr widerstandsfähig und besitzt eine schnelle Generationenfolge. Er kann leicht unter Laboratoriumsbedingungen kultiviert werden, ausserdem erträgt er weite Schwankungen der Temperatur, der Salinität, des pH und des Sauerstoffgehaltes. Er ist sehr fertil, und eine Generation wächst in zwei Wochen heran. *Tigriopus* ist ein Cosmopolit und ist in den Gezeitentümpeln und Spritzwassern fast aller Oceane zu finden. Normalerweise füttern wir *Tigriopus* mit *Platymonas*, einer einzelligen Alge. Bei einem Vergleich von Stämmen, die von verschiedenen Lokalitäten der nordamerikanischen Küste des Stillen Oceans stammen, konnte ich ziemliche Unterschiede in der durch-

schnittlichen Eizahl im Eisack beobachten. Da die Anzahl der Eier eines Individuums von grosser Wichtigkeit für dessen Fortpflanzungseignung ist, schien es von Interesse zu untersuchen, ob und wie dieses Merkmal vererbbar wäre. Dr. A. Ar-Rushdi setzte

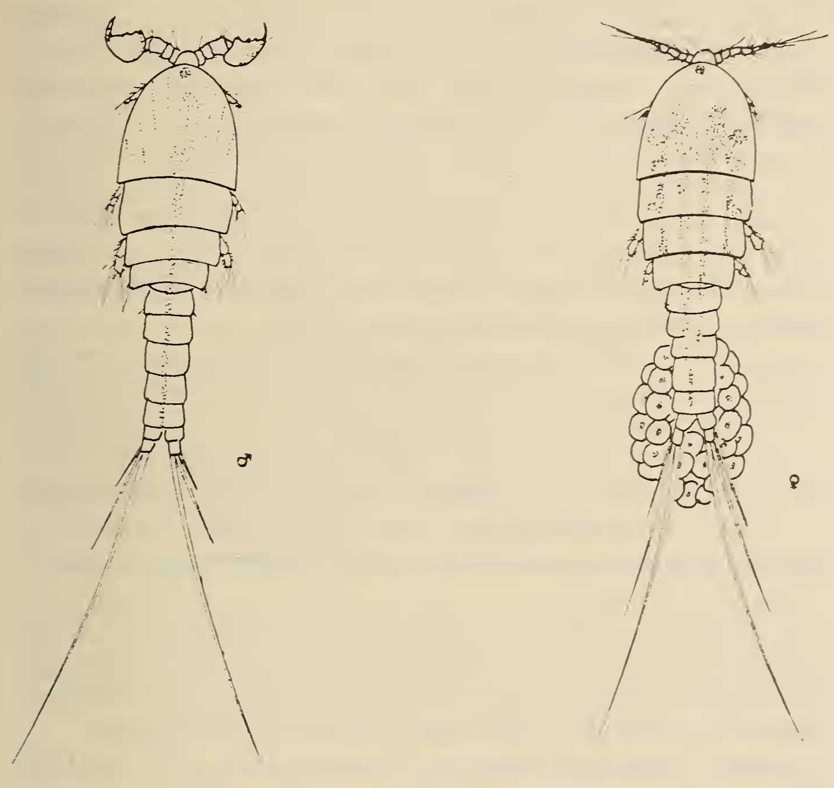


Abb. 1.
Tigriopus. californicus

darum ein Experiment an, das entscheiden sollte, ob die beobachtete Variabilität durch die Umwelt oder genetisch bestimmt ist. Eine vorläufige Ausarbeitung der Daten ergibt eine 12%ige Vererbbarkeit dieses Charakters. Dieses Ergebnis schien weitere Untersuchungen über dieses Merkmal zu rechtfertigen. Herr Jim Lance des La Jolla Laboratoriums ist im Augenblick damit beschäftigt, die Anzahl der vitalen Eier von circa 5400 Weibchen zu bestimmen. Diese Analyse ist wichtig, denn sie soll uns etwas über den Einfluss

dieses Merkmals auf die Dynamik der Populationen aussagen, die diskontinuierlich von Kanada bis Mexiko verbreitet sind. Leider war es bis jetzt trotz systematischer Suche nicht möglich, morphologische Mutationen zu finden, die für eine mendelsche Analyse brauchbar wären.

In diesem Zusammenhang möchte ich erwähnen, dass es möglich ist, die Alge *Platymonas*, die als Nahrung für *Tigriopus* dient, in bakterienfreier Kultur zu halten. Mit Hilfe von Antibiotica und der Technik der serialen Verdünnung ist es gelungen, auch *Tigriopus* bakterienfrei aufzuziehen. Aber obwohl es gelang, etwa 100 Individuen bakterienfrei durch zwei Generationen zu züchten, scheint es doch, als ob biochemische Faktoren einen negativen Einfluss auf die Geschlechtsreife ausübten. Immerhin wird es mit Hilfe der bakterienfreien Kulturen möglich sein, genetisch-physiologische Aspekte an diesem Copepoden zu studieren.

Auf dem Gebiet der physiologischen Genetik verdienen die Arbeiten von Loosanoff (1954; Loosanoff und Nomejko, 1951) an Tafelaustern ein besonderes Interesse. Loosanoff entwickelte eine geniale Technik, mit deren Hilfe es ihm gelang, die Auster *Crassostrea virginica* über mehrere Generationen im Laboratorium zu züchten, und weiterhin war es ihm möglich, mehrere Temperatur-Rassen dieser Auster unter Laboratoriumsbedingungen zu untersuchen.

An Austern aus Florida, South Carolina, Virginia, New Jersey and New England wurde der Einfluss der Temperatur auf die Maturität der Spermatozoa und Eier untersucht. Zwei Kriteria wurden zur Beurteilung der Geschlechtsreife herangezogen.

Erstens wurde der Zeitraum in Tagen bestimmt, der von den Austern bei einer bestimmten Temperatur benötigt wurde, um reife Eier oder aktive Spermien zu bilden.

Zweitens wurde der Zeitraum der Anpassungsperiode an eine bestimmte Temperatur festgestellt, der nötig war, um die Austern zur Abgabe von Eiern oder Spermien zu veranlassen.

Loosanoff konnte beobachten, dass 50% der Austern von Long Island Sound, wenn sie bei 21°, 24° oder 27° gezüchtet wurden, nach 15, 8 beziehungsweise 5,5 Tagen reife Gameten enthielten. Die entsprechende Versuchsgruppe der New-Jersey-Austern erreichte dieses Stadium erst nach 55, 32, beziehungsweise 22,5 Tagen. Ein weiterer Unterschied zwischen den Austern von Long Island

Sound und den New-Jersey-Austern bestand darin, dass, wenn beide bei einer Temperatur von 21° C gehalten wurden, 50% der Long Island Sound-Austern schon nach 18 Tagen reife Eier oder aktive Spermien abgaben, während das gleiche Phänomen bei den New Jersey-Austern erst nach 78 Tagen beobachtet werden konnte. Für diese Temperaturreaktionen und auch andere Reaktionen konnte nachgewiesen werden, dass sie in den verschiedenen Rassen genetisch determiniert sind. Weiterhin gelang es Loosanoff, für *Grosalpinx cinerea*, einem parasitischen Gastropoden, der Löcher durch die Austernmuschel bohrt, ähnliche Temperatur-Rassen nachzuweisen.

Da es Loosanoff und Davis (1950) und Imai und Hatanaka (1949) gelang, Salzwasser-Pelecypodenlarven durch die Metamorphose zu züchten, ist es nun möglich, Hybridationen bei Muscheln durchzuführen. So wurde zum Beispiel *Venus mercenaria* mit *V. campechiensis* und *V. notata* gekreuzt. Auch von japanischen Wissenschaftern wurden verschiedene Kreuzungsexperimente durchgeführt. Y. Matsui (1958) untersuchte verschiedene Variationen der Perlenbildung der Auster *Pinctada martensii* nach physiologischen und biochemischen Gesichtspunkten. Es scheint, als ob auch diese Variationen genetisch bedingt sind.

Eine grosse Anzahl von interspezifischen Varietäten wahrscheinlich genetischer Natur sind für marine Organismen beschrieben worden, und es ist bestimmt der Mühe wert, diese einer genetischen Analyse zu unterwerfen. In diesem Zusammenhang möchte ich auf einige Beispiele hinweisen. In dieser Hinsicht sind zum Beispiel *Ciona* unter den Tunicaten, *Metridium* unter den Anthozoa, *Aurelia* unter den Scyphozoa interessant. Unter den Schwämmen wären *Triaxonida* und *Tetraxonida* von Interesse, unter den Echinodermen *Astropecten*, *Strongylocentrotus* etc., unter den Cephalopoden *Sepia*, unter den Mollusken *Patella*, *Acmaea* und *Littorina*, unter den Crustaceen *Diastylis*, *Limnoria* und ähnliche Gattungen. Weiter sind unter den Fischen z. B. Hering, Lachs und *Zoarces* bestimmt interessante Objekte. Auch das Studium der endemischen Formen dürfte interessante Resultate ergeben. Nach Sven Ekman (1953) sollen die endemischen Formen im Nordpazifik viel zahlreicher sein als in den anderen Oceanen. Es würde sich lohnen, diese Angaben zu überprüfen und, falls sie bestätigt werden — was sehr wahrscheinlich ist —, die für dieses

Phänomen verantwortlichen Faktoren einem intensiven Studium zu unterwerfen.

2. *Geschlechtsbestimmung und Chromosomenstruktur*

Untersuchungen über den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung der marinen Tiere gehören heute schon zur klassischen Literatur, um nur z. B. an die berühmten Studien des Schweizer Zoologen Fritz BALTZER an *Bonellia viridis* zu erinnern. Hier sollen nun zwei divergierende Theorien über das unterschiedliche Verhalten der *Bonellia*-Larven diskutiert werden. WITSCHI, HARTMANN, MORGAN und HERBST basieren ihre Theorie auf der totalen Homogenität aller individuellen Genotypen und schreiben die individuellen Unterschiede einzig und allein dem Einfluss der Umweltfaktoren zu. Einer anderen Meinung sind BALTZER, GOLDSCHMIDT und SEILER. Im Gegensatz zu den vorigen Autoren nehmen sie an, dass die Populationen genetisch heterogen sind, und dass das Geschlecht durch ein Zusammenwirken von genetischen und Umwelt-Faktoren bestimmt wird. Ich habe diese verschiedenen Auffassungen hier erwähnt, weil in den letzten Jahren eine grosse Anzahl von Daten über verschiedene andere marine Formen bekannt geworden sind, die sehr zu Gunsten der Auffassungen von BALTZER, GOLDSCHMIDT und SEILER sprechen. In diesem Zusammenhang seien die sehr ausführlichen Arbeiten von MONTALENTI (1941) erwähnt über Hermaphroditismus und Gonochorismus bei *Anilocra physodes*, einer cymothoiden Crustacee und die Arbeiten von BACCI (1947, 1949, 1951, 1955) an *Patella coerulea* des Genus *Fissurella*, an dem Echinodermen *Asterina gibbosa* und an diversen Polychaeten. Ein interessanter Fall ist zum Beispiel *Patella coerulea*. *Patella* wurde lange Zeit für ein typisches Beispiel eines Gonochoristen gehalten, das heisst ein Tier mit kleinen Männchen und grossen Weibchen. 1927 sprach J. H. ORTON die Vermutung aus, dass es sich hier um einen proterandrischen Hermaphroditen handle. Nach intensiven statistischen und histologischen Untersuchungen konnte BACCI nachweisen, dass dies tatsächlich der Fall war. Alle Individuen sind anfänglich funktionelle Männchen. Später konnte bei den meisten eine Geschlechtsumstimmung beobachtet werden, und die meisten Individuen werden weiblich. Die Übergangsphase, während derer männliche und

weibliche Keimzellen in den Gonaden zu finden sind, ist so kurz, dass sie wohl von der Mehrzahl der Autoren übersehen worden war. BACCI's intensive Untersuchungen brachten zwei sehr interessante Tatsachen zu Tage. Erstens zeigten etwa 8% der Individuen keine Geschlechtsumstimmung. Es handelte sich um kleine Weibchen, die nicht durch eine vorherige männliche Phase gegangen waren, oder um grosse Männchen, die sich anscheinend nicht in Weibchen transformierten. Diese kleinen Weibchen und grossen Männchen wurden „primäre" Männchen und „primäre" Weibchen genannt. Zweitens konnte BACCI beobachten, dass die einzelnen Individuen einer Population die Geschlechtsumstimmung zur gleichen Zeit, d.h. wahrscheinlich im gleichen Alter durchmachen. Einige durchlaufen eine sehr kurze männliche Phase, andere eine etwas längere und wieder andere eine noch längere männliche Phase.

Auf Grund dieser und ähnlicher Ergebnisse, die an den oben genannten Objekten gewonnen wurden, entwickelten MONTALENTI und BACCI (1951) für diese Organismen eine Theorie der Geschlechtsbestimmung, die auf einem polygenen System basiert. Die Frequenz der Faktoren dieser polygenen Systeme kann in den diversen Populationen verschieden sein, und daraus ergeben sich unterschiedliche Frequenzen der einzelnen Geschlechtsformen. Individuen, die eine höhere Anzahl dominanter, männlicher Faktoren besitzen, durchlaufen eine lange männliche und eine kurze weibliche Phase. Genotypen mit wenig dominanten und vielen rezessiven Faktoren durchlaufen eine kurze männliche und eine lange weibliche Phase. Individuen mit ungefähr gleicher Anzahl männlicher dominanter und weiblicher rezessiver Faktoren besitzen etwa gleichlange weibliche und männliche Phasen. Im Jahr 1955 konnte BACCI die Gültigkeit dieser Theorie am Polychaeten *Ophryotrocha puerilis*, einem proterandrischen Hermaphroditen, überprüfen. BACCI führte einige Selektionsexperimente an einigen Stämmen von Neapel und von Plymouth durch, um zu sehen, ob man den Zeitpunkt der Geschlechtsumstimmung beeinflussen könne. Diese Experimente, die sich über einen Zeitraum von vier Generationen erstreckten, waren erfolgreich bei Selektion in der einen wie in der anderen Richtung. Eine Geschlechtsumstimmung tritt bei den neapolitanischen Exemplaren bei einer Länge von ungefähr 18 setigeren Segmenten ein, dagegen bei den Exemplaren aus Plymouth bei ungefähr 20 Segmenten. BACCI konnte nun durch Selektion er-

reichen, dass in der 4. Generation einige Individuen auftraten, die bei einer Länge von 11 bis 12 Segmenten Oocyten aufwiesen. Diese Tiere besassen praktisch keine männliche Phase und machten anscheinend keine Geschlechtsumstimmung durch. Sie sind deshalb als reine Weibchen zu bezeichnen. Durch Selektion in der anderen Richtung war es möglich, Individuen mit sehr langer männlicher Phase zu züchten. Einige erreichten eine Länge bis zu 26 Segmenten und starben, ohne Oocyten hervorgebracht zu haben. Diese Tiere können als reine Männchen bezeichnet werden. Diese Experimente zeigen also, dass es mit Hilfe von Selektion möglich ist, in relativ wenigen Generationen reine Männchen und reine Weibchen aus einer unbalancierten hermaphroditischen Form zu erhalten. Somit stützen sie die Hypothese, dass die Variabilität der sexuellen Phasen in einer Population proterandrischer Hermaphroditen des unbalancierten Typs auf genetischer Heterogenität beruht.

Auch in Organismen, die weder Hermaphroditen sind noch intersexuelle Phasen haben, könnte es möglich sein, dass die Geschlechtsbestimmung auf polygenischen Systemen beruht. Für diese Deutungsmöglichkeit konnte Dr. A. Ar-rushdi aus unserem Laboratorium in Kalifornien einige Daten beitragen. Nach Angaben von Takeda (1947) sollte die Geschlechtsbestimmung des Copepoden *Tigriopus japonicus* phänotypisch sein. Dr. Ar-rushdi versuchte diese Ergebnisse an der kalifornischen Art *Tigriopus californicus* zu reproduzieren. Er konnte in diesem Fall feststellen, dass bei *Tigriopus californicus* die Geschlechtsbestimmung genotypisch ist und dass wir es hier mit einer polygenischen Geschlechtsbestimmung zu tun haben. Untersuchungen über das Geschlechtsverhältnis bei der Nachkommenschaft individueller Eisäcke ergab starke Abweichungen vom 1:1-Verhältnis. Bei einer Gruppe von 80 Weibchen konnte beobachtet werden, dass 75% der Nachkommen männlich waren. Manchmal traten sogar Familien von mehr als 60 Mitgliedern auf, die nur aus Männchen bestanden. Um dieses Phänomen zu analysieren, wurde ein ausgedehntes Selektionsexperiment angesetzt, in dem getrennt zu Gunsten der Männchen und zu Gunsten der Weibchen selektioniert wurde. Obwohl die Daten noch nicht ganz ausgewertet worden sind, können wir jetzt schon sagen, dass es möglich ist, das Geschlechtsverhältnis mit Hilfe der Selektion so weit zu verschieben, dass wir Nachkommenschaften von 80% Weibchen oder auch nur 0,5%

Weibchen erhalten. Cytologische Untersuchungen ergaben, dass *Tigriopus* bei beiden Geschlechtern 12 Chromosomenpaare besitzt. Die Chromosomen lassen sich morphologisch nicht voneinander unterscheiden. Die Existenz von Geschlechtschromosomen ist sehr unwahrscheinlich. Chiasmata konnten nur bei den Männchen beobachtet werden. Auf Grund dieser Beobachtungen scheint es sehr wahrscheinlich, dass bei *Tigriopus* der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung durch ein System von Polygenen kontrolliert wird. Die Anzahl der männchen- und weibchenbestimmenden Gene kann durch Selektion verschoben werden. Die Erblichkeit dieses Merkmals scheint sehr stark zu sein. Mit diesen Resultaten als Grundlage scheint es jetzt möglich, eine Analyse der Selektionsfaktoren durchzuführen, die die unter natürlichen Bedingungen beobachteten Abweichungen vom 1: 1-Geschlechtsverhältnis in den Gezeitentümpeln verursachen. Zu diesem Zweck hat mein Mitarbeiter LANCE Untersuchungen repräsentativer Proben reifer Eisäcke aus den Gezeitentümpeln angesetzt. Er lässt die Eier im Laboratorium ausschlüpfen und dann an den reifen *Tigriopus*-Individuen das Geschlechtsverhältnis bestimmen. Die Proben werden monatlich den Gezeitentümpeln entnommen und die vorläufigen Resultate lassen vermuten, dass während einer Jahresperiode ziemliche Schwankungen im Geschlechtsverhältnis erfolgen.

Weitere Untersuchungen über die Cytologie dieses Organismus haben gezeigt, dass in der Meiose ein sehr interessanter Mechanismus der Chromosomenassoziation vorkommt. Ich möchte auch noch erwähnen, dass es wahrscheinlich ist, dass die durchgeführten Kälteschocks Polyploidie induziert haben. Die Resultate können aber erst nach weiteren Untersuchungen als definitiv betrachtet werden. Dieses Beispiel einer cytologischen, genetischen und Selektions-Untersuchung an ein- und demselben Objekt haben gezeigt, wie lohnend eine Analyse dieser Phänomene bei einem marinen Organismus sein kann.

In diesem Zusammenhang möchte ich die Aufmerksamkeit auf das Studium der Chromosomenzahl und-mechanik lenken. Während wir über eine ziemlich weite Kenntnis der Chromosomenzahlen und -morphologie der Landtiere und höheren Pflanzen verfügen, ist unsere Kenntnis der Chromosomenverhältnisse der marinen Tiere noch sehr beschränkt. In der Tabelle I ist verzeichnet, was bis 1951 in dieser Hinsicht bekannt war. Diese Tabelle ist einer Übersicht

von S. Makino entnommen. Die meisten der vorhandenen Daten stammen ausserdem aus der Zeit vor dem ersten Weltkriege, aus einer Zeit also, die die heutige Perfektion der cytologischen Technik noch nicht kannte. Von wenigen Ausnahmen abgesehen stehen zum Beispiel fast keine Daten über die Chiasmahäufigkeit bei marinen Organismen zur Verfügung. Wenn man sich dann die sehr anregende Verallgemeinerung von D. C. Darlington vor Augen hält, die dieser Autor in seinem Buch „The Evolution of Genetic Systems" in bezug auf die Beziehungen zwischen Chromosomenzahl, Chiasmafrequenz, Paarungssystemen, Lebenszyklus und Variabilität entwickelte, so erscheint es sehr lohnend, eine Übersicht über die Chromosomenzahlen und Chiasmafrequenzen insbesondere derjenigen Gruppen von marinen Tieren zu gewinnen, deren Lebenszyklus näher mit dem der Blütenpflanzen als mit dem der höheren Tiere verwandt ist.

Tabelle 1.

Anzahl der Arten von marinen Invertebraten, deren Chromosomenzahl bekannt ist
(nach Makino, 1951)

Porifera	7
Coelenterata	15
Plathelminthes	37
Nemertini	7
Annelida	31
Mollusca	44
Molluscoidea	6
Echinodermata	29
	176
Land-Invertebraten	2.578

In seiner Analyse legt Darlington dar, dass im Laufe der Evolution die natürliche Selektion in den verschiedenen Pflanzentypen ein Optimum der genetischen Rekombination hervorgebracht hat, und zwar indem sie die Chromosomenzahlen und die Chiasmafrequenzen jeweils einem bestimmten Paarungssystem angepasst hat. Bekanntlich gibt es unter den marinen Tieren viele sesshafte Formen, die über freischwimmende Gameten oder Larvenstadien verfügen, und daher im Lebenszyklus mehr den höheren Pflanzen als den Tieren mit autonomer Bewegungsmöglichkeit ähneln. Es wäre bestimmt von grösstem Interesse, den Chromo-

somenmechanismus dieser Phyla zu untersuchen und die Ergebnisse mit den besser bekannten Phyla der Landtiere zu vergleichen. In diesem Zusammenhang sei auf die Überlegungen hingewiesen, die BARIGOZZI (1958) kürzlich über die Bedeutung der sesshaften Stadien im Lebenszyklus in bezug auf die Populationsgenetik entwickelt hat.

Mit diesen Ausführungen ist kein vollständiger Überblick über die Arbeiten über Geschlechtsbestimmung und Chromosomenstruktur der marinen Tiere gegeben, sondern es sind hier nur einige Gebiete erwähnt, die besonders versprechend und anregend erscheinen.

3. *Artbildung und Evolution*

Durch die schnelle und intensive Entwicklung des Gebietes der Populationsgenetik und der modernen Systematik ist eine grosse Anzahl von Daten über die Variabilität natürlicher Populationen, über die Bedeutung des Mechanismus des Polymorphismus, über die Probleme der interspezifischen Hybridation und über die Verhältnisse zwischen Systematik, Phylogenie und Genetik bekannt geworden. Auch hier wieder ist die Kenntnis der marinen Formen im Verhältnis zu der der Landformen sehr gering. Trotzdem können wir annehmen, dass hier die gleichen Mechanismen am Werk sind, die die modernen Autoren für die anderen Organismengruppen erarbeitet haben. Es würde zu lange dauern, einen Überblick über alle existierenden Daten dieses Gebietes zu geben, denn es würde eine Neubewertung einer grossen Anzahl von Daten aus der zoologischen Literatur erfordern. Julian HUXLEY betonte (1955), dass Polymorphismus bei sehr vielen marinen Tieren zu beobachten ist. Zum Beispiel gibt es verschiedene Farbtypen bei der Seeanemone *Metridium senile*, die unterschiedliche Lichtempfindlichkeiten besitzen und in der Lage sind, sich an die verschiedenen Lichtbedingungen im Atlantik anzupassen. In Neu-Seeland dagegen sind die Arten von *Metridium* monomorph, d. h., sie sind weiss und leben in Zonen sehr geringer Lichtintensitäten. In ähnlicher Weise hat sich anscheinend *Tealis* adaptiert, aber hier haben wir es mit einem Phänomen zu tun, das HUXLEY cryptischen Polymorphismus nennt. Die verschiedenen Farbtypen vertreten nämlich verschiedene Hintergründe. Die Beschreibung ähnlicher Fälle von Polymorphismus findet man bei vielen Mollusken, bei Crustaceen wie Copepoden, Isopoden und Decapoden, bei Echinodermen wie den Seesternen

Marthasterias glacialis, *Henricia sanguinolenta*, *Solaster pappus* und dem Schlangenstern *Ophiothrix fragilis*, bei Ascidien wie *Botryllus schlosseri* und bei Schwämmen wie *Halicondria panicea* und *Hymeniacidion sanguinea.*

Die grosse Bedeutung der Interpretation des Polymorphismus auf genetischen Grundlagen kann an der Untersuchung des Schweizer Zoologen H. Staiger (1954) demonstriert werden. Staiger entdeckte höchst interessante Zusammenhänge zwischen Morphologie und Cytologie des Prosobranchiers *Thais lapillus.*

Für diese Art ist eine grosse Variabilität der Erscheinungsform (Grösse, Form, Skulptur, Färbung und Zeichnung der Schale) kennzeichnend. Diese Variabilität konnte von einigen Verfassern in Beziehung zu Verschiedenheiten des Habitats und der entsprechenden ökologischen Bedingungen gesetzt werden. H. Staiger stellte nun fest, dass innerhalb der Art *Thais lapillus* ein Polymorphismus in bezug auf die Chromosomenzahl besteht. Zwei extreme numerische Formen (untersucht in der Region von Roscoff, Bretagne) weisen die Haploidzahlen 13 und 18 auf. Verschiedene Populationen zeigen verschiedene Grade der Heterogenität der Chromosomen. Heterogene Populationen besitzen in verschiedenem Masse eine inter-individuelle Variation der numerischen Konstitutionen und dementsprechend eine mittlere Haploidzahl zwischen den Grenzen 13 und 18. Gesamtheterogenität wie numerischer Typ stehen eindeutig in Beziehung zu ökologischen Faktoren des Habitats (Abb. 2). Der Typ mit 13 Chromosomen bewohnt die nahrungsreichen aber exponierten Lokalitäten der Gezeitenregion, die durch starke Wellenbewegung ausgezeichnet sind. Der Typ mit 18 Chromosomen dagegen besiedelt die vor Wellenbewegung geschützten Orte, und zwar vorwiegend die relativ nahrungsarme Zone der Braunalgen *Ascophyllum nodosum.* Die reinsten (homogenen) Populationen befinden sich an Lokalitäten mit extremen Habitatsbedingungen; Orte mit intermediären Habitatsbedingungen werden von chromosomal intermediären (heterogenen) Populationen bewohnt. Parallel zum ökologischen Gradienten der Gezeitenzone verläuft also ein chromosomaler Gradient.

Die Zahl der Chromosomen steht in so engem Verhältnis zur Morphologie der Muschelschale, dass Dr. Staiger in der Lage ist, an Hand der Muschelschale die Chromosomenzahl vorauszusagen. Dieses Beispiel zeigt, wie wichtig es ist, die genetische Grundlage

der morphologischen Merkmale zu studieren, auch wenn diese so eng mit den Umweltbedingungen korreliert sind wie in diesem Falle.

Dr. STAIGER hatte gehofft, an der Küste des Stillen Oceans ähnliche Phänomene bei den Prosobranchier-Arten *Th. emarginata*, *Th. lamellosa*, *Th. canaliculata*, *Th. lima* derselben Gattung zu

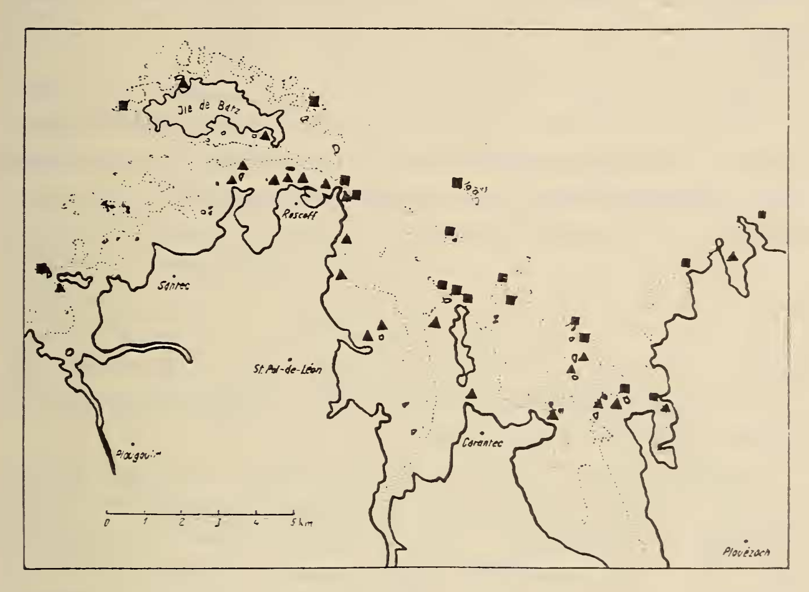


ABB. 2.

Verbreitung der Typen mit 13 Chromosomen (Vierecke) und mit 18 Chromosomen (Dreiecke) bei *Thais lapillus* an der Küste der Bretagne (nach Staiger, 1954).

finden. Diese vier Arten gehören zu demselben Subgenus *Nucella* (oder *Polytropa*), zu dem auch die atlantische Art *Th. lapillus* gehört. Die morphologischen und ökologischen Differenzierungen entsprechen den interspezifischen, die bei der atlantischen Art mit dem Chromosomendimorphismus in Zusammenhang stehen. Es stellte sich aber leider heraus, dass alle vier Thais-Arten der nordpazifischen Küste haploid 35 Chromosomen besitzen. Bei Populationen der San Juan Islands von Habitaten unterschiedlicher Expositionsgrade konnte weder numerischer noch struktureller Chromosomendimorphismus beobachtet werden. Inzwischen hat man jetzt auch erkannt, dass die Chromosomenverhältnisse der

Art *Thais lapillus* eine grosse Ausnahme sowohl in der Ordnung *Neogastrepoda* als auch im Genus *Thais* darstellen.

Die haploide Chromosomenzahl von 35 scheint für diese Gruppe die Grundzahl zu sein. Dieselbe Chromosomenzahl war schon früher bei zwei europäischen Arten der Familie *Muricidae* (zu der auch die Gattung *Thais* gehört) bei 3 Arten der *Buccinidae* und mehreren Mitgliedern anderer Familien gefunden worden. *Thais lapillus* scheint also die einzige Ausnahme zu sein.

Während seines Aufenthaltes in Kalifornien untersuchte Dr. Staiger eine Art der Isopoden aus der Familie der *Janiridae*. Da diese Art eine geringe Zahl relativ grosser Chromosomen besitzt schien sie für ähnliche Untersuchungen sehr geeignet zu sein. Eine ganze Reihe ökologisch differenzierter Arten der Genera *Janiropsis* und *Jaeropsis* waren für die Gezeitenzone der Küste des Stillen Oceans bekannt. Für eine Art *(Janiropsis kincaidi)* des Stillen Oceans war die Chromosomenzahl bekannt. *J. kincaidi* besitzt haploid 6 Chromosomen. Die atlantische Art *J. breviremis* hat 5 Chromosomen und somit die bis jetzt niedrigste Zahl, die bei Isopoden bekannt geworden ist.

Alle diese Arbeiten wurden unternommen, um Arten mit geeigneten Chromosomen zu finden, an denen eine Analyse der Variationssysteme durchgeführt werden könnte. Leider sind bis jetzt noch keine entsprechenden Arten entdeckt worden. Eine ausführliche Übersicht über die Chromosomenzahlen der Gattung *Thais*, einschliesslich der südlicheren Arten aus dem Golf von Kalifornien und verwandter Genera *(Acanthia, Ocenebra)*, würde uns bestimmte Einblicke in die chromosomale Artbildung der Ordnung *Neogastropoda* geben. Die Gattung *Janiridae* aus der Familie der Isopoden ist höchstwahrscheinlich für ähnliche Untersuchungen geeignet.

Ein weiteres Beispiel, das uns zeigt, wie wichtig es ist, natürlich auftretenden Polymorphismus einer genetischen Analyse zu unterwerfen, geben die Arbeiten von Dr. Battaglia an der Universität Padua. Wie schon oben erwähnt, kommt *Tisbe reticulata* in den Lagunen von Venedig in den vier Hauptphänotypen *maculata*, *violacea*, *trifasciata* und *punctata* vor. Dr. Battaglia konnte nun zeigen, dass die Manifestation des Farbmusters durch eine Serie von mindestens drei Allelen desselben Locus, von denen zwei Allele dominant über einem dritten rezessiven sind, bedingt ist.

Die zwei Allele, die dominant über das dritte rezessive Allel sind, zeigen keine Dominanz, wenn sie zusammen auftreten, indem die Heterozygoten phänotypisch zu unterscheiden sind. Kreuzungen zwischen den verschiedenen Genotypen haben ergeben, dass die Heterozygoten vitaler als beide Homozygoten sind. Aus der Tabelle II kann man sehen, dass die Vitalität der Heterozygoten auch unter verschiedenen Umweltbedingungen viel höher ist als die der Homozygoten. Durch die Arbeit von Battaglia wurde somit zum ersten Male an Hand von Laboratoriumsexperimenten in natürlichen Populationen ein positiver Selektionswert für die polymorphen Konditionen eines marinen Organismus nachgewiesen. Es ist daher wahrscheinlich, dass dieses Phänomen, das in den Landorganismen weit verbreitet ist, auch bei den marinen Formen eine wichtige Rolle spielt.

Tabelle 2.

F_2 der Kreuzung „maculata“ × „violacea“
I, II, III = verschiedene Kreuzungsbedingungen
(nach Battaglia und Pulze, 1957)

Kreuzung	Phaenotyp				Total	χ^2 F.g., 2
	„viol.“		„viol.-macul.“	„macul.“		
„macul.“	Beob.	248	820	223	1.291	
× „viol.“	Erw.	322,75	645,5	322,75	♂♂ und	95,3
I (39)	Untersch.	– 74,75	+ 174,5	– 99,75	♀♀	P < 0,001
„macul.“	Beob.	290	881	325	1.496	
× „viol.“	Erw.	374	748	374	♂♂ und	48,91
II (48)	Untersch.	– 84	+ 133	– 49	♀♀	P < 0,001
„macul.“	Beob.	873	1.955	888	3,716	
× „viol.“	Erw.	929	1.858	929	♂♂ und	10,248
III (53)	Untersch.	– 56	+ 97	– 41	♀♀	P = 0,001—0,01

A. J. Kohn (1958) hat erst kürzlich eine Zusammenfassung veröffentlicht, in der er zeigte, dass bei den marinen Tieren die Artbildung einem ähnlichen Schema folgt wie bei Landtieren. Ich will nicht wiederholen, was schon so hervorragend durch Kohn dargestellt worden ist. Durch seine Untersuchungen über die geo-

graphische Artbildung konnte Ernst Mayr (1954) zeigen, dass auch für die marinen Formen dieser Prozess durch genetische Variabilität und Isolation erklärt werden kann. An Hand eines Studiums über die Artbildung bei der Gastropoden-Gattung *Acmaea* konnte Test (1946) die Bedeutung der sympatrischen Artbildung für diese Form nachweisen. Diese klassischen Modelle der Artbildung, d. h. allopatrische und sympatrische, scheinen aber nicht auszureichen, um die taxonomische Diskontinuität des Zooplanktons zu beschreiben, da im Meer anscheinend keine Isolationsmechanismen vorhanden sind. Diese besondere Situation im Meer, d. h. des marinen ökologischen Systems, kann vielleicht durch einen folgenden eigenartigen Mechanismus erklärt werden.

Nehmen wir an, zu einem Zeitpunkt t_a existiere eine Population einer planktonischen Art in einer Zone A des Meeres, und von dieser Zone A führe eine Strömung in eine andere Zone B. Die Individuen der Population A werden durch die Strömung nach der Zone B transportiert. Nehmen wir weiter an, dass in der Zone B andere hydrographische Bedingungen als in A herrschen. Zu einem Zeitpunkt t_1 können wir dann erwarten, dass die Population in der Zone B sich aus den Individuen der Population der Zone A zusammensetzt, die sich an die anderen hydrographischen Bedingungen der Zone B anpassen konnten. Die anpassungsfähigen Individuen bilden dann die Population B. Obwohl nun die Population B weiterhin Individuen der Population A empfängt, werden nur diejenigen Genkombinationen überleben, die sich an die Umweltbedingungen in B anpassen können. Vor einigen Jahren konnte ich bei *Drosophila* ein ähnliches System im Laboratorium studieren. Unterwirft man eine Population über einen bestimmten Zeitraum hinweg einer natürlichen Selektion, so werden gewisse Gene, die sich nicht an diese Umweltbedingungen anpassen können, eliminiert. Wenn man jetzt diese Gene erneut in die Population einführt, so werden sie schneller als zuvor eliminiert (Buzzati-Traverso, 1955). Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieser sehr elementare genetische Isolationsmechanismus im Ocean durch physikalische Eigenschaften der Umwelt hervorgerufen werden kann, z. B. durch eine Meeresströmung, die lange Zeit ihre Richtung nicht ändert. Wenn dieser elementare Mechanismus für eine Zeit funktioniert hat und die Population B einen gewissen Grad der Divergenz von der ursprünglichen Population A erreicht, können kompliziertere Isola-

tionsmechanismen auftreten, die dann der Population B ermöglichen, sich zu einer eigenen Art zu entwickeln, die sich nicht mehr mit der ursprünglichen Art A kreuzen lässt.

Nun möchte ich an Hand einiger Daten, die wir im Augenblick bei der Gattung *Tigriopus* sammeln, zeigen, dass man die Untersuchungen über Evolution und Systematik mit modernen Methoden auch an marinen Formen durchführen kann. Die Gattung *Tigriopus* ist an den Küsten aller Oceane zu finden. Da an der kalifornischen Form intensive Untersuchungen durchgeführt werden sollten, schien es angebracht, erst einmal ihre taxonomische Stellung in bezug auf die beiden anderen beschriebenen Formen zu bestimmen. Zu diesem Zweck wurde *T. californicus* morphologisch verglichen mit der europäischen Form *T. brevicornis* und der orientalischen Form *T. japonicus* und Kreuzungen zwischen den drei Formen durchgeführt.

Die Untersuchungen wurden erstens eingeleitet, um bessere Angaben über die Morphologie der Arten zu besitzen, zweitens um den Variationstypus und die Variationsbreite bei den einzelnen Arten zu bestimmen, drittens um neue Daten über die Verbreitung der Formen zu erhalten, viertens um durch interspezifische Hybridisation die Gültigkeit der beschriebenen Arten zu bestätigen und fünftens um zu sehen, ob diese Gattung sich für ein Studium der Artbildung eignen würde.

Aus den bis jetzt durchgeführten Untersuchungen hat sich ergeben, dass die drei Arten zu Recht bestehen, da sie sich morphologisch und genetisch von einander unterscheiden. Weiter wurde eine grosse Anzahl reziproker Kreuzungen mit den vorhandenen Stämmen durchgeführt. Wie aus der Karte (Abb. 3) zu ersehen ist, besitzen wir Stämme aus Asien, Europa und Amerika.

Kreuzungsversuche zwischen Individuen aus Split und Dröbak waren ohne Erfolg. Die 29 reziproken Kreuzungsversuche zwischen den Stämmen aus Split und denen aus Millport ergaben Larven nur bei zwei Kreuzungen, nämlich
Kreuzung No. 2 (S × M): 58 Larven aus 8 partiell fertilen Eisäcken,
Kreuzung No. 5 (S × M): 48 Larven aus 5 partiell fertilen Eisäcken.
80% der Larven aus diesen beiden Kreuzungen starben im 1. Naupliusstadium ab, und vom Rest überlebten nur vier im 4. Naupliusstadium. Wenn man dagegen Stämme aus Split mit denen von Livorno kreuzt, so sind die Kreuzungen völlig fertil, d. h. die

Stämme gehören einer mediterranen Form an. Ähnliche Resultate hat Bozic (1953) mit Stämmen aus Villefranche und Roscoff erhalten. Die mediterrane Form stellt höchstwahrscheinlich eine neue Art dar, die sich aber bis jetzt morphologisch noch nicht eindeutig von den anderen Arten abgrenzen lässt. Weitere Kreuzungen mit Individuen von anderen Lokalitäten der europäischen Küste werden zeigen, ob eine Diskontinuität zwischen diesen beiden Formen wirklich besteht.

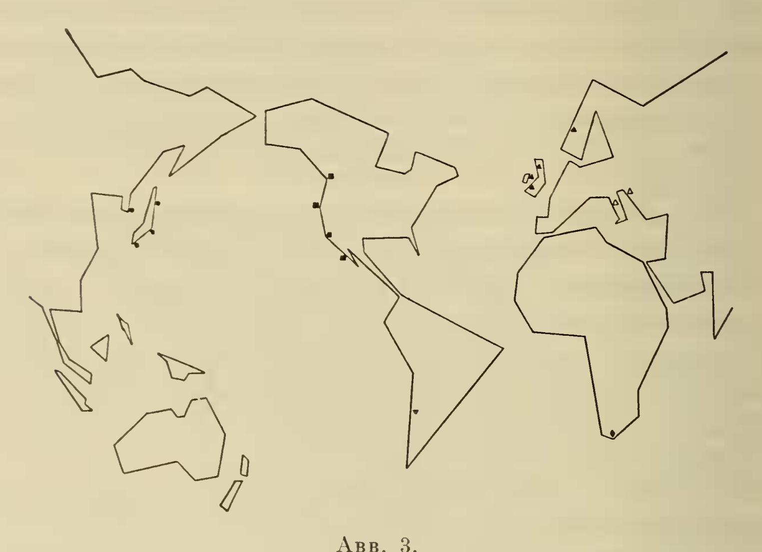


Abb. 3.
Geographische Verbreitung der kultivierten Stämme der Gattung *Tigriopus*.

Vor nicht langer Zeit bekamen wir zwei Formen aus Chile und aus Südafrika. Diese beiden Formen unterscheiden sich morphologisch von den bekannten Arten und lassen sich auch nicht mit ihnen kreuzen. Höchstwahrscheinlich haben wir es hier mit zwei neuen Arten zu tun. In Kürze hoffen wir, Material aus dem Gebiet Neu-Seeland-Tasmanien, aus den Küstengebieten Argentiniens, der Osterinseln, der Galapagos-Inseln, Französisch West-Afrikas, Algeriens, des Libanons, Indiens, der USSR, Frankreichs und Portugals zu erhalten. Weiter hoffen wir, Material von den Clipperton- und Cocos-Inseln, aus Panama und der Nordost-Küste der Vereinigten Staaten zu bekommen.

Im Fall *Tigriopus* haben wir versucht, die Systematik der Gattung von den verschiedenen Gesichtspunkten der Morphologie, der Genetik, der Cytologie und der geographischen Verbreitung her aufzubauen. Der Erfolg, den man durch einen solchen breiten Angriff eines Problemes erreichen kann, ist durch die ausführliche systematische Beschreibung der Gattung *Drosophila* belegt. Zweifellos ist die Gattung *Drosophila* taxonomisch die bestbekannte Gattung, über die wir zur Zeit verfügen. Dieser Stand unserer Kenntnis konnte nur erreicht werden, weil es möglich war, eine grosse Anzahl der Arten im Laboratorium zu züchten und so nach verschiedenen Gesichtspunkten zu untersuchen. Unsere Erfahrungen mit *Tigriopus* machen es sehr wahrscheinlich, dass in einigen Jahren *Tigriopus* ein ähnlich gut untersuchtes Beispiel eines marinen Objektes darstellen wird. In Anbetracht der grossen Zahl der Probleme, die z. B. im Gebiet der Systematik der Crustaceen noch auf eine Lösung warten, scheint ein Versuch, *Tigriopus* einem intensiven Studium von verschiedenen Gesichtspunkten her zu unterwerfen, sehr vielversprechend und lohnend.

4. *Analyse marin-ökologischer Systeme mit Hilfe genetisch-bakteriologischer Methoden*

Der Pionierarbeit von C. E. Lucas (1947), in der er die Bedeutung der externen Nährstoffe für die Verbreitung des Zoo- und Phytoplanktons hervorhob, folgten eine ganze Anzahl Arbeiten, deren Ergebnisse man folgendermassen zusammenfassen kann:

1. Organische und anorganische Stoffe müssen in sehr grosser Verdünnung im Ocean vorhanden sein, um die Vermehrung und Existenz der marinen Organismen zu gewährleisten. 2. Antibiotische Substanzen sind notwendig, um sehr delikaten Formen zu gestatten, die kritischen Phasen ihres Lebenszyklus zu überstehen. 3. Externe Nährstoffe (metabolische Stoffe) sind tatsächlich im Meerwasser nachgewiesen worden. Da diese Substanzen im Meerwasser in nur sehr geringen Konzentrationen anzutreffen sind, bereitet ihr quantitativer und qualitativer Nachweis grosse technische Schwierigkeiten.

Bekanntlich reagieren biochemische Mutanten der Bakterien spezifisch auf sehr geringe Konzentrationen von Nährstoffen. Es

erschien also angebracht zu prüfen, ob diese Mutanten sich für biologische Nachweise verwenden lassen.

Von dieser Idee ausgehend, versuchte Dr. W. B. Belser, Mutanten zu induzieren, die sich für einen solchen biologischen Nachweis eignen würden. Versuche, *Escherichia coli*, von der schon diverse Mutanten bekannt waren, dem hohen Salzgehalt des Meerwassers anzupassen, erwiesen sich als unpraktisch und zu zeitraubend. So wurden also eine ganze Anzahl anderer Bakterien auf geeignete Charakteristika untersucht und von diesen *Serratia marinorubrum* als am besten geeignetes Objekt ausgewählt. *S. marinorubrum* wächst gut auf einem anorganischen Medium, dem als einzige Kohlenstoffquelle Glycerol zugegeben wird.

Ausserdem kann *S. marinorubrum* Salzgehalte von Süsswasserkonzentrationen bis zur 3-fachen Meerwasserkonzentration tolerieren. Somit ist die Anwendungsmöglichkeit von *S. marinorubrum* nicht nur auf Meerwasser beschränkt, sondern sie kann auch bei der Analyse von Seen, Flüssen und Brackwasser verwendet werden.

Die Bakterien wurden in der logarithmischen Wachstumsphase mit ultraviolettem Licht bestrahlt und nach der Incubation auf induzierte Mutanten getestet. Der Mutationstest wurde mit Minimalmedium und der Technik der verzögerten Anreicherung durchgeführt. Die resultierenden Mutanten wurden isoliert und auf ihren spezifischen Nährstoffbedarf hin untersucht.

Ebenfalls wurde die optimale Grenzkonzentration und die untere Sensibilitätsgrenze jeder Mutante bestimmt. Weiter wurde untersucht, ob sich die einzelnen Mutanten für einen quantitativen Nachweis eignen würden. Zur Zeit verfügt Dr. Belser über 8 Mutanten, von denen 6 für Biotin, Uracil, Isoleucin, Adenin, Histidin beziehungsweise Methionin spezifisch sind. Eine 7. Mutante reagiert auf Pepton, aber bis jetzt konnte noch keine Substanz gefunden werden, für welche diese Mutante spezifisch ist. Die 8. Mutante reagiert auf alle vier Purinbasen oder deren Riboside.

In einem Vorexperiment wurde die Brauchbarkeit dieser Mutanten für Tests in natürlichem Meerwasser geprüft. 29 Meerwasserproben wurden Dr. Belser von Mitgliedern der SCOPE Expedition des US Fish- and Wildlife Service zur Verfügung gestellt. Diese Proben wurden entlang der Küste von La Jolla bis Costa Rica aus verschiedenen Tiefen und von der Oberfläche des Meeres mit Nansenflaschen entnommen.

Die nächste Tabelle (III) soll eine Idee geben, welche Daten man von einer solchen Technik erwarten kann.

TABELLE 3.

Organische Wuchsstoffe im Seewasser, determiniert durch Bakterien
(nach W. B. BELSER, unveröff.)

Tiefe in Meter	Sterilitäts-kontrolle	Biotin	Uracil	Purin
10	0	0	0	0
25	0	0	0,08	0,4
50	0	0	0,08	0
75	0	0,02	0	0

Die Bestimmung der Konzentration ist visuell und daher können die Werte nur approximativ bestimmt werden, aber ihre Grössenordnung ist zweifellos richtig. Eine Überschlagsrechnung, die auf den durchschnittlichen Werten für Gesamtkohlenstoff der pelagischen küstennahen Gewässer basiert ist, ergibt, dass 5—10% des Gesamtkohlenstoffs durch diese Substanzen repräsentiert sind (mittl. Gesamtkohlenstoffgehalt in dieser Gegend 1—5 mg/l). Eigentlich hätten die Werte um einen Faktor von 10 höher sein müssen, denn die Proben wurden den küstennahen Gewässern entnommen, d. h. Gebieten, die eine hohe Produktivität und somit einen hohen Gesamtkohlenstoffwert besitzen.

Ausserdem wurde eine direkte Korrelation zwischen Wuchsstoffen und Phytoplanktonkonzentration, und eine reziproke Korrelation zwischen Wuchsstoffen und Bakterienzahl beobachtet. Die bisherigen Resultate sind noch zu sporadisch, um eine Erklärung dieser Phänomene geben zu können, aber sie zeigen, in welcher Richtung weitere Untersuchungen unternommen werden sollten.

Zusammenfassend können wir sagen, dass dieser biologische Nachweis seine Berechtigung hat, zumindest in qualitativer Hinsicht. Weitere Experimente sind nötig um zu entscheiden, ob sich diese Methode auch für quantitativen Nachweis ausarbeiten lässt. Für den Meeresbiologen sind diese Ergebnisse besonders interessant, denn sie zeigen, dass Meerwasser nicht so uniform ist,

wie meistens angenommen wird. Es variiert ziemlich, wie hier zum Beispiel für die Wuchsstoffe gezeigt wurde.

In diesem Zusammenhang möchte ich auf die mysteriösen Sukzessionen der Phyto- und Zooplanktonpopulationen hinweisen, die jedem Meeresbiologen bekannt sind. Vielleicht wird es bald möglich sein, diese ökologischen Phänomene auf chemische Faktoren des Meerwassers zurückzuführen. Es ist auch sehr wohl möglich, dass der Hauptunterschied zwischen dem Wasser- und Landlebewesen im Bedarf dieser Wuchsstoffe liegt. Die Eroberung des Landes durch die Pflanzen und Tiere hätte dann nicht nur Veränderungen in Atmungsmechanismus hervorgebracht, sondern auch den Mechanismus der Nahrungsaufnahme und des Stoffwechsels verändert.

LITERATURVERZEICHNIS

Bacci, G. 1947. *L'inversione del sesso e il ciclo stagionale della gonade in Patella cerulea.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 21: 183-217.

— 1949. *Osservazioni statistiche sulla determinazione dei sessi in Patella cerulea.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 22: 26.

— 1951. *On two sexual races of Asterisma gibbosa.* Experientia 7: 31-33.

— 1955. *La variabilità dei genotipi sessuali negli animali ermafroditi.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 26: 110-137.

Barigozzi, C. 1958. *Genetic systems in sessile and semisessile animals.* Symp. Perspectives in Marine Biology, ed. by A. A. Buzzati-Traverso (im Druck).

Battaglia, B. und Pulze, E. 1957. *Polimorfismo e superiorità degli eterzigoti nel copepode Tisbe reticulata.* Boll. Zool. 24: 1-7.

Bocquet, C. 1951. *Recherches sur Tisbe (Ydyea) reticulata n. sp.* Arch. de Zool. Exp. et Gen. 87: 335-416.

— Levi, C. und Teissier, G. 1951. *Recherches sur le polychromatisme de Sphaeroma servatum.* Arch. de Zool. Exper. et Gen. 87: 245-298.

Bozic, B. M. 1953. *Essais d'hybridation entre deux formes rapportées jusqu'ici à l'espèce Tigriopus fulvus Fisher (Copepodes Harpacticoides).* C. r. Acad. Science 237: 1568.

Buzzati-Traverso, A. A. 1955. *Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in Drosophila melanogaster populations.* Heredity 9: 153-186.

— 1958. *Perspectives in marine biology.* Symp. Perspectives in Marine Biology ed. by A. A. Buzzati-Traverso (im Druck).

DARLINGTON, C. D. 1939. *The evolution of genetic system.* Cambridge. McMillan, 149 pp.

EKMAN, S. 1953. *Zoogeography of the sea.* London, Sidgwick und Jackson Ltd. 417 pp.

FØYN, B. und GJØEN, I. 1954. *Studies on the serpulid Pomatoceros triqueter L. II. The color pattern of the branchial crown and its inheritance.* Nytt Magazin Zool. 2: 85-90.

HUXLEY, J. S. 1955. *Morphisme and evolution.* Heredity 9: 1-52.

KOHN, A. J. 1958. *The process of speciation.* Symp. Perspectives in Marine Biology, ed. by A. A. Buzzati-Traverso (im Druck).

IMAI, T. und HATAMAKA, M. 1949. *On the artificial propagation of japanese oyster, Ostrea gigas Thum. by non colored naked flagellates.* Bull. Ist. Agric. Res. Tohoku Univ. 1: 33-46.

LOOSANOFF, V. L. 1954. *New advances in the study of bivalve larvae.* Amer. Scient. 42: 607-624.

— 1958. *Challenging problems in shellfish biology.* Symp. Perspectives in Marine Biology, ed. by A. A. Buzzati-Traverso (im Druck).

— und DAVIS, H. C. 1950. *Conditioning V. mercenaria for spawing in winter and breeding its larvae in the laboratory.* Biol. Bull. 98: 60-65.

— und NOMEJKO, C. C. 1951. *Existence of physiologically different races of oyster Crassostrea virginica.* Biol. Bull. 101: 151-156.

LUCAS, C. E. 1947. *The ecological effect of external metabolites.* Biol. Rev. 22: 270-295.

MAKINO, S. 1951. *Chromosome numbers in animals.* Ames, Iowa State College Press. 290 pp.

MAYR, E. 1954. *Geographic speciation in tropical echinoids.* Evol. 8: 1-18.

MATSUI, Y. 1958. *On the relation between formation of pearls and environments of pearl culture ground in the sea, and the problem of hybridization in the genus Pinctada.* Symp. Perspectives in Marine Biology, ed. by A. A. Buzzati-Traverso (im Druck).

MONTALENTI, G. 1941. *Note sulla sistematica e la biologia di alcuni Cimotoidi del golfo di Napoli.* Arch. Ocean. e Limnol. 5: 25.

— 1958. *Perspectives of research on sex problem in marine animals.* Symp. Perspectives in Marine Biology, ed. by A. A. Buzzati-Traverso (im Druck).

— und BACCI, G. 1951. *Osservazioni e ipotesi sulla determinazione del sesso negli ermafroditi.* Scientia Genet. 4: 5.

ORTON, J. H. 1927. *Observations and experiments on sex changes in the european oyster (O. edulis).* J. Mar. Biol. Assoc. 14: 967.

Staiger, H. 1954. *Der Chromosomendimorphismus beim Prosobranchier Purpura lapillus in Beziehung zur Ökologie der Art.* Chromosoma 6: 419-478.

Takeda. 1950. *Experimental studies on the effect of external agencies on the sexuality of a marine Copepod.* Physiol. Zool. 23: 288.

Test, A. R. 1946. *Speciation in limpets of the genus Acmaea.* Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Michigan 31: 1-24.
